Vestnik zoologii, **46**(3): 247–257, 2012

УДК [591.3+591.471.4]:598.115.31

РАЗВИТИЕ ЭТМОИДНОГО ОТДЕЛА ХРЯЩЕВОГО ЧЕРЕПА В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ УЖА ОБЫКНОВЕННОГО, *NATRIX NATRIX* (OPHIDIA, COLUBRIDAE)

А. В. Шевердюкова

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: hstramontana@gmail.com

Получено 12 июля 2011
Принято 10 ноября 2011

Развитие этмоидного отдела хрящевого черепа в эмбриогенезе ужа обыкновенного, *Natrix natrix* (Ophidia, Colubridae). Шевердюкова А. В. — Описано развитие этмоидного отдела хрящевого черепа *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 на разных стадиях эмбриогенеза. Впервые для змей описана независимая от париетотектального хряща закладка planum antorbitale и ее самостоятельный очаг охрящевения, а также установлено наличие processus maxillaris anterior. Гипохоанальный хрящ формируется как независимая структура.

Ключевые слова: эмбриональное развитие, хрящевой череп, этмоидный отдел, *Natrix natrix*.

Development of the Ethmoidal Region of the Chondrocranium in the Grass Snake, *Natrix natrix* (Ophidia, Colubridae), Embryogenesis. Sheverdyukova H. V. — The development of the ethmoidal region of *Natrix natrix*'s Linnaeus, 1758 chondrocranium at different stages of development is described. For the first time an independent appearance of the planum antorbitale and its independent centre of chondrification are described in snakes. Also for the first time for snakes the presence of processus maxillaris anterior was revealed. The hypochoanal cartilage is shown to develop as an independent structure.

Key words: embryonic development, chondrocranium, ethmoidal region, *Natrix natrix*.

Введение

Центральным элементом этмоидного отдела хрящевого черепа змей является носовая перегородка, разделяющая его на две симметричные носовые капсулы. Производным носовой перегородки считается париетотектальный хрящ, который формирует крышу носовой капсулы. В литературе оральную часть париетотектального хряща называют cupola anterior, центральную — paries lateralis nasi, аборальную — planum antorbitale (lamina orbitonasalis). Paries lateralis nasi, изгибаясь вентрально, образует носовую раковину. Дно носовой капсулы представлено lamina transversalis anterior, хрящом органа Якобсона, эктохоанальным и гипохоанальным («отросток Ке») хрящами (Bäckström, 1931; Pringle, 1954; Haluska, Alberch, 1983; Deiques, 2004).

Сведения о строении и развитии этмоидного отдела хрящевого черепа *Natrix natrix* немногочисленны. В отдельных работах представлено описание строения хрящевого черепа на одной из стадий (Born, 1883; Gaupp, 1906, цит. по: Kamal, Hammouda, 1965 a); в других — на нескольких отдельных стадиях эмбрионального развития (Parker, 1878; Bäckström, 1931; Чекановская, 1936).

Относительно способа закладки и формирования отдельных структур этмоидного отдела у различных авторов встречаются разногласия. В. К. Паркер и Г. Борн считали эктохоанальный хрящ самостоятельной структурой. К. Бекстром обнаружил у *N. natrix* независимую закладу носовой перегородки и ее самостоятельный очаг охрящевения и в отличие от них считал эктохоанальный хрящ аборальным продолжением хряща органа Якобсона, не имеющим самостоятельного очага охрящевения. Противоречивы литературные данные и относительно контакта planum antorbitale и аборальной части носовой перегородки. В частности К. Бекстром отрицал слияние этих структур у *N. natrix*; а на реконструкциях черепа, сделанных О. В. Чекановской, видно, что эти структуры имеют широкое соединение еще на ранних стадиях развития.

С целью выяснения спорных вопросов мы проследили динамику развития структур этмоидного отдела хрящевого черепа *N. natrix* на разных стадиях эмбриогенеза.

Материал и методы

Материал собран в июне—августе 2010 г. в окр. с. Вакаловщина Сумской обл. Беременные самки *N. natrix* были отловлены в естественных условиях и помещены в террариумы. После откладки яиц самок выпускали в места отлова. Яйца инкубировали в увлажненном вермикулите при температуре 27—30 °С. Инкубация длилась 30 сут (± 1 сут).

Эмбриональный материал фиксировали в 4 %-ном растворе формалина. Были изготовлены серийные гистологические срезы толщиной 5—7 мкм, которые окрашивали альциановым синим и гематоксилин-эозином. Для выявления отложений солей кальция в костном матриксе использовали метод Косса (Ромейс, 1954).

Стадии развития эмбрионов определяли по таблице нормального развития, разработанной для *Thamnophis sirtalis* (Colubridae) (Zehr, 1962). Всего исследовано 27 эмбрионов 27—37 стадий нормального развития. Исследовали несколько эмбрионов одной стадии. Стадии, на которых развитие заметно продвинулось, но не достигло следующей стадии, обозначены знаком «+».

Микрофотографии гистологических препаратов сделаны с помощью микроскопа Zeiss Axio Imager M1 и программного обеспечения Zeiss Axio Vision v. 4.63 в центре коллективного пользования уникальным оборудованием Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины.

Тотальные препараты изготавлены по методике Е. В. Симонса и Д. Р. Ван Хорна (1971).

Результаты

Стадия 27

На этой стадии появляются первые закладки структур этмоидного отдела хрящевого черепа. К этому моменту сформированы обонятельные мешки и хорошо развиты органы Якобсона. В общей мезенхимной массе различимо скопление мезенхимных клеток, разделяющее отдел на две симметричные половины. Это скопление является оральным продолжением передних мезенхимных концов черепных трабекул и представляет собой закладку будущей носовой перегородки. Обонятельные мешки и органы Якобсона расположены латерально от нее.

Орально мезенхимная закладка носовой перегородки раздваивается, образуя закладки cupola anterior, которые ограничивают обонятельные мешки медиаль-

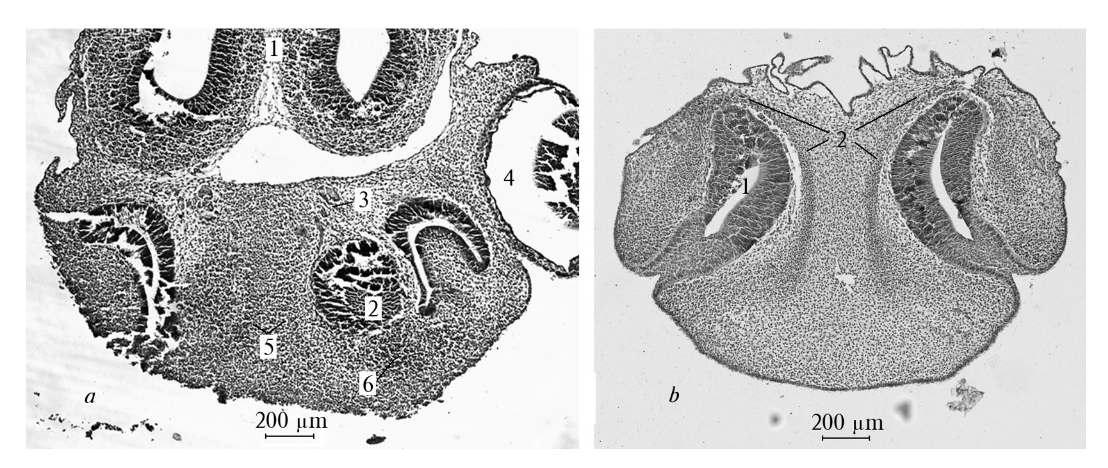


Рис. 1. Срез головы эмбриона *N. natrix* в поперечной плоскости: *a* — 27-я стадия развития (далее ст. р.): 1 — передний мозг; 2 — орган Якобсона; 3 — обонятельный нерв; 4 — глаз; 5 — мезенхимная закладка cupola anterior; 6 — мезенхимная закладка хряща органа Якобсона; *b* — 28+ ст. р.: 1 — обонятельный мешок; 2 — мезенхимная закладка cupola anterior.

Fig. 1. Cross-section of *N. natrix* embryo head: *a* — the 27 stage of development: 1 — brain; 2 — Jacobson's organ; 3 — olfactory nerve; 4 — eye; 5 — primordium of cupola anterior; 6 — primordium of cartilage of Jacobson's organ; *b* — the 28+ stage of development: 1 — cavum nasi; 2 — primordium of cupola anterior.

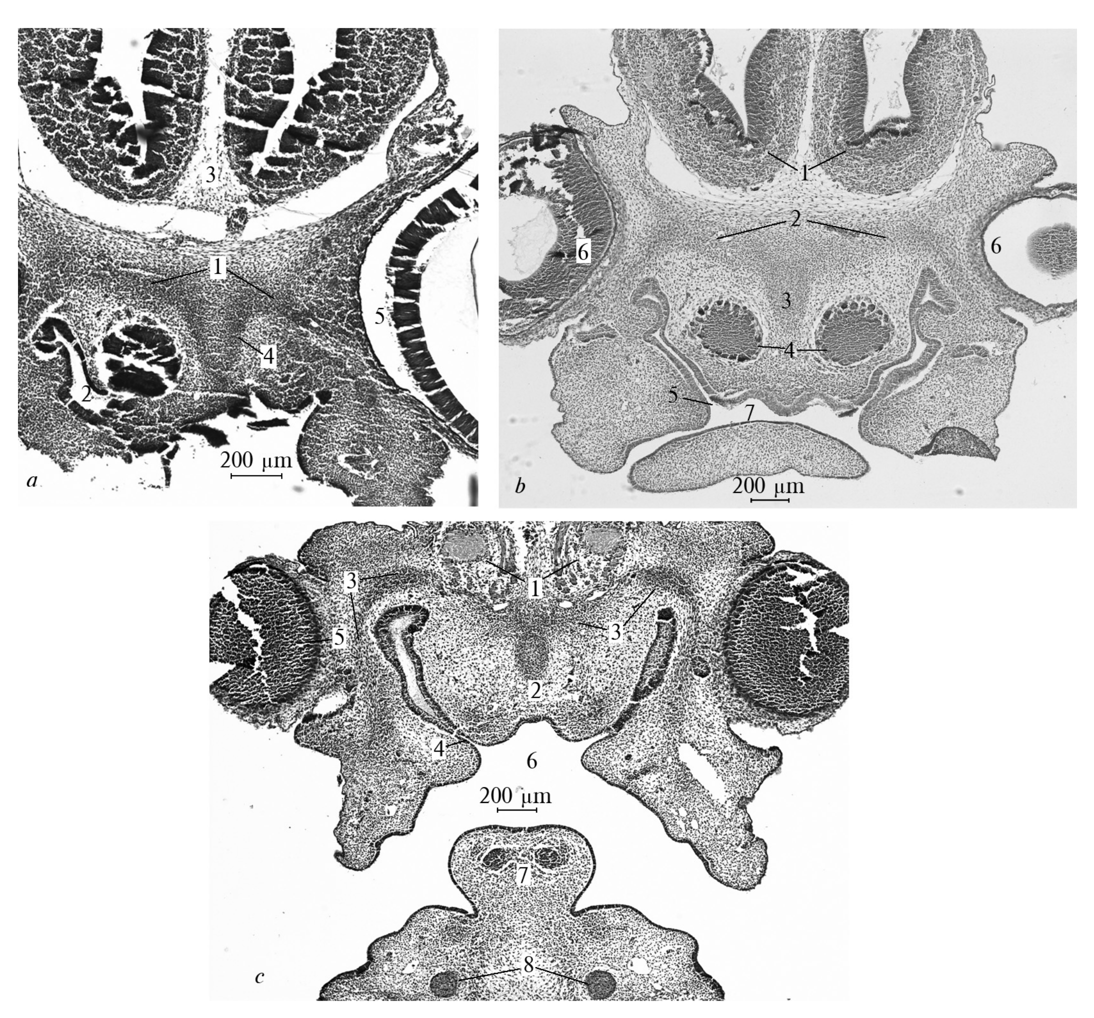


Рис. 2. Срез головы эмбриона *N. natrix* в поперечной плоскости: *а* — 27-я ст. р.: 1 — мезенхимная закладка planum antorbitale; 2 — орган Якобсона; 3 — передний мозг; 4 — трабекулы; 5 — глаз; *б* — 28+ ст. р.: 1 — передний мозг; 2 — мезенхимная закладка planum antorbitale; 3 — трабекулярная пластинка; 4 — орган Якобсона; 5 — хоана; 6 — глаз; 7 — ротовая полость; *с* — 29-я ст. р.: 1 — мозг; 2 — трабекулярная пластинка; 3 — мезенхимная закладка planum antorbitale; 4 — хоана; 5 — глаз; 6 — ротовая полость; 7 — язык; 8 — Меккелев хрящ.

Fig. 2. Cross-section of *N. natrix* embryo head: *a* — the 27 stage of development: 1 — primordium of planum antorbitale; 2 — Jacobson's organ; 3 — brain; 4 — trabecula; 5 — eye; *б* — the 28+ stage of development: 1 — brain; 2 — primordium of planum antorbitale; 3 — trabecula communis; 4 — Jacobson's organ; 5 — choana; 6 — eye; 7 — stomodeum; *c* — at the 29 stage of development: 1 — brain; 2 — trabecula communis; 3 — primordium of planum antorbitale; 4 — choana; 5 — eye; 6 — stomodeum; 7 — tongue; 8 — Meckel`s cartilage.

но (рис. 1, *а*). Вентрально от органа Якобсона расположено скопление мезенхимы, которое представляет собой закладку хряща органа Якобсона (рис. 1, *а*).

Мезенхимная закладка planum antorbitale тянется от передних мезенхимных концов трабекул в латеральном направлении над органами Якобсона (рис. 2, *а*).

Стадия 28

От латеральных краев мезенхимных закладок cupola anterior в аборальном направлении тянутся мезенхимные тяжи, представляющие собой закладки paries lateralis nasi. Они служат латеральной границей будущих fenestra olfactoria advechens, через которые проходят обонятельные нервы.

Стадия 28+

Оставаясь мезенхимными, закладки cupola anterior удлинились в оральном направлении. Их передние края окружают обонятельные мешки медиально, дорсально и дорсолатерально (рис. 1, *b*).

Происходит слияние передних концов трабекул, вследствие чего формируется хрящевая трабекулярная пластинка (рис. 2, *b*). Процесс охрящевения распространяется в оральном направлении от трабекулярной пластинки до середины носовой перегородки.

Мезенхимные закладки paries lateralis nasi изогнуты S-образно: вентрально, а затем медиально, так, что заходят в изгиб обонятельных мешков, образуя закладку носовой раковины (рис. 3). Закладки хряща органа Якобсона и носовой раковины соединены латерально полоской мезенхимной ткани.

Происходит слияние аборального края мезенхимных закладок paries lateralis nasi и planum antorbitale. Мезенхимные закладки planum antorbitale удлинены в латеральном направлении, их латеральные края дугообразно изогнуты вентролатерально (рис. 2, *b*).

Стадия 29

Охрящевение носовой перегородки продолжается в оральном направлении.

Cupola anterior увеличились и окружают обонятельные мешки медиально, вентромедиально, дорсально и дорсолатерально. Процесс охрящевения распространился от носовой перегородки на медиальные участки cupola anterior.

В месте, где передний край носовой перегородки переходит в cupola anterior, видны закладки lamina transversalis anterior в виде коротких мезенхимных тяжей, направленных аборально.

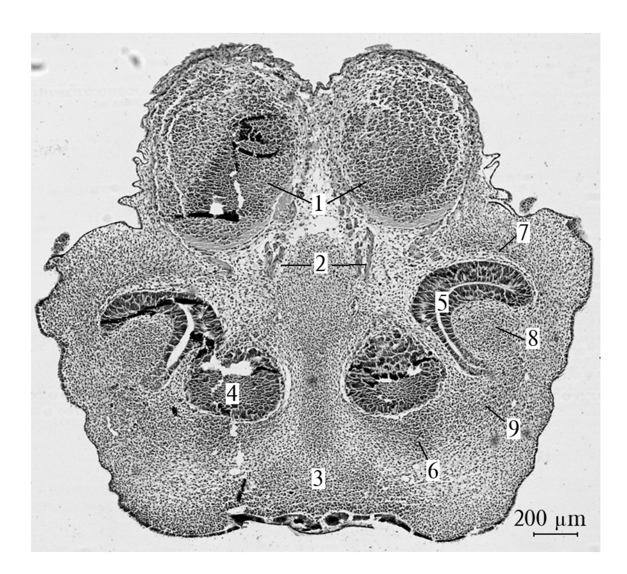


Рис. 3. Срез головы эмбриона *N. natrix* в поперечной плоскости, 28+ ст. р.: 1 — передний мозг; 2 — обонятельный нерв; 3 — носовая перегородка; 4 — орган Якобсона; 5 — обонятельный мешок; 6 — мезенхимная закладка хряща органа Якобсона; 7 — мезенхимная закладка paries lateralis nasi; 8 — мезенхимная закладка носовой раковины; 9 — мезенхимное соединение между мезенхимными закладками хряща органа Якобсона и носовой раковины.

Fig. 3. Cross-section of *N. natrix* embryo head at the 28+ stage of development: 1 — brain; 2 — olfactory nerve; 3 — nasal septum; 4 — cartilage of Jacobson's organ; 5 — cavum nasi; 6 — primordium of cartilage of Jacobson's organ; 7 — paries lateralis nasi; 8 — primordium of nasal concha; 9 — mesenchymal connection between primordium of cartilage of Jacobson's organ and nasal concha.

Изогнувшиеся вентрально на предыдущей стадии латеральные края мезенхимных закладок planum antorbitale удлинились, достигнув уровня нижнего края глаз (рис. 2, *c*).

Стадия 29 +

Носовая перегородка полностью охрящевела. На последующих стадиях развития происходит лишь ее рост. В оральноаборальном направлении от cupola anterior начинают охрящевевать мезенхимные закладки paries lateralis nasi, носовая раковина и lamina transversalis anterior; независимые очаги охрящевения появились в закладке хряща органа Якобсона и planum antorbitale (рис. 4).

Стадия 30

Охрящевение в закладках cupola anterior распространяется латерально, мезенхимными остались только их латеральные края. Переднелатеральный край

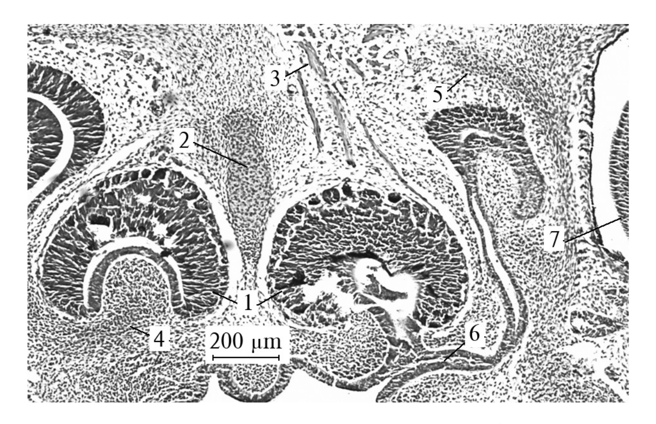


Рис. 4. Срез головы эмбриона *N. natrix* в поперечной плоскости, 29+ ст. р.: 1 — орган Якобсона; 2 — носовая перегородка; 3 — обонятельный нерв; 4 — очаг охрящевения в закладке хряща органа Якобсона; 5 — очаг охрящевения в закладке planum antorbitale; 6 — хоана; 7 — глаз.

Fig. 4. Cross-section of *N. natrix* embryo head at the 29+ stage of development: 1 — Jacobson‘s organ; 2 — nasal septum; 3 — olfactory nerve; 4 — centre of chondrification in the primordium of cartilage of Jacobson‘s organ; 5 — centre of chondrification in the primordium of planum antorbitale; 6 — choana; 7 — eye.

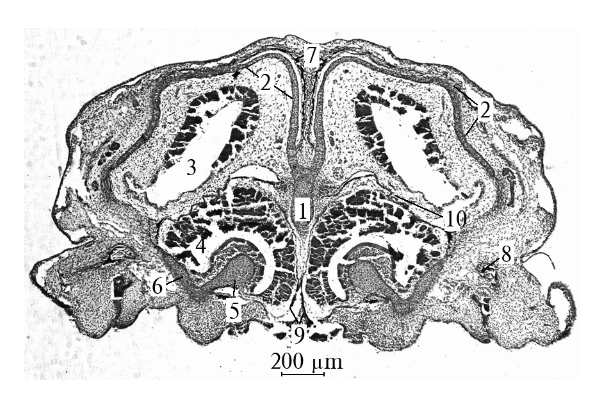


Рис. 5. Срез головы эмбриона *N. natrix* в поперечной плоскости, 33-я ст. р.: 1 — носовая перегородка; 2 — cupola anterior; 3 — обонятельный мешок; 4 — орган Якобсона; 5 — вомероназальная камера; 6 — хрящ Якобсонова органа; 7 — носовая кость; 8 — верхнечелюстная кость; 9 — сошник; 10 — септомаксилла.

Fig. 5. Cross-section of *N. natrix* embryo head at the 33 stage of the development: 1 — nasal septum; 2 — cupola anterior; 3 — cavum nasi; 4 — Jacobson‘s organ; 5 — concha of vomero-nasal organ; 6 — cartilage of Jacobson‘s organ; 7 — nasal bone; 8 — maxilla; 9 — vomer; 10 — septomaxilla.

cupola anterior представляет собой processus alaris superior, ограничивающий ноздрю дорсально.

Вентроаборально от носовой раковины появляется хрящевой отросток, который сливается с оральным краем planum antorbitale (рис. 8).

Lamina transversalis anterior значительно удлинились и охрящевели. Расстояние между аборальными концами lamina transversalis anterior и полностью охрящевевшим на этой стадии хрящем органа Якобсона очень незначительное, но эти структуры не сливаются.

Медиальный участок хряща органа Якобсона — вомероназальная камера — ограничивает орган Якобсона вентрально, а хрящ органа Якобсона — вентролатерально (рис. 5).

Вентролатерально от органа Якобсона располагается самостоятельная мезенхимная закладка гипохоанального хряща. Она представляет собой тяж, оральный конец которого достигает уровня хряща органа Якобсона, а аборальный — уровня задней стенки носовой капсулы. На этой же стадии в срединной части этой структуры виден очаг охрящевения.

Закладки planum antorbitale охрящевели неравномерно: участки, граничащие с трабекулярной пластинкой, остались мезенхимными. На этой же стадии от оральновентральной поверхности planum antorbitale в оральном направлении тянется охрящевевающий отросток (рис. 8). Основываясь на его происхождении, мы считаем, что это processus maxillaris anterior.

Стадия 31

Cupola anterior увеличились в вентроаборальном направлении, образовав парные куполообразные структуры. В поперечном сечении эти структуры выглядят как окружности, соединенные вентромедиально дугообразно изогнутой носовой перегородкой (рис. 6, *a*). С вентролатеральной стороны cupola anterior появляется мезенхимная закладка processus alaris inferior.

Аборально от хряща органа Якобсона появляется мезенхимный тяж, представляющий собой закладку эктохоанального хряща.

Мезенхимная связка, которая появилась на стадии 28+, между хрящом органа Якобсона и paries lateralis nasi, охрящевела.

Processus maxillaris anterior, который появился на предыдущей стадии, полностью охрящевел.

Стадия 31+

Процесс охрящевения распространяется от cupola anterior на processus alaris inferior.

Происходит слияние lamina transversalis anterior и хряща органа Якобсона (рис. 8). Процесс охрящевения распространился со стороны хряща органа Якобсона на закладку эктохоанального хряща.

Стадия 32

Гипохоанальный хрящ полностью сформирован. Других видимых изменений в этмоидном отделе на этой стадии не обнаружено.

Стадия 33

Вентролатеральный край изгиба paries lateralis nasi утолщается, образуя отросток направленный вентрально (рис. 6, *c*).

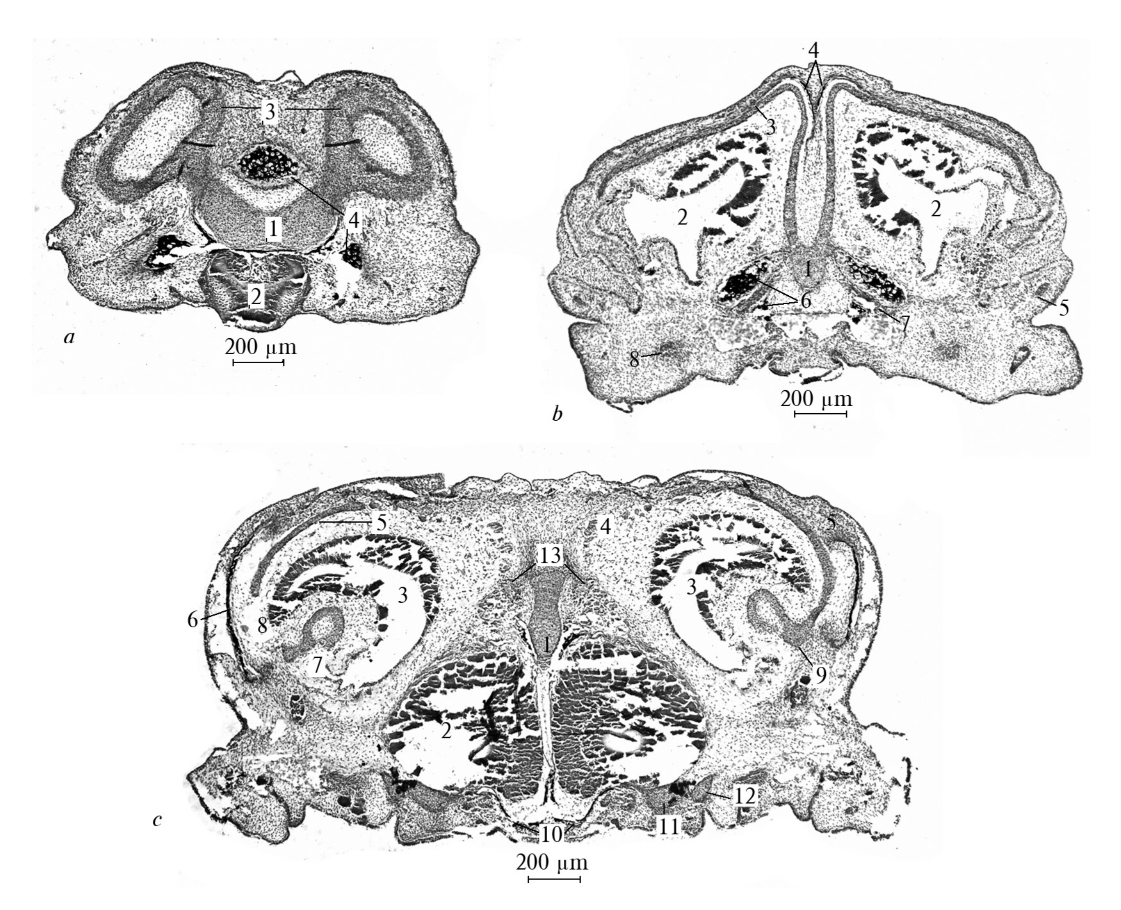


Рис. 6. Срезы головы эмбриона *N. natrix* в поперечной плоскости 33-я ст. р. (представлены срезы разных уровней): *a* — 1 — носовая перегородка; 2 — яйцовый зуб; 3 — cupola anterior; 4 — предмаксилла; *b* — 1 — носовая перегородка; 2 — обонятельный мешок; 3 — париетотектальный хрящ; 4 — носовая кость; 5 — processus alaris inferior; 6 — септомаксилла; 7 — lamina transversalis anterior; 8 — закладка верхнечелюстной кости; *c* — 1 — носовая перегородка; 2 — орган Якобсона; 3 — обонятельный мешок; 4 — fenestra olfactoria advehens; 5 — париетотектальный хрящ; 6 — предлобная кость; 7 — носовая раковина; 8 — fenestra latiralis nasi; 9 — processus lateralis nasi; 10 — сошник; 11 — эктохоанальный хрящ; 12 — гипохоаналный хрящ; 13 — септомаксилла.

Fig. 6. Cross-section of *N. natrix* embryo head at the 33 stage of development at the different levels: *a* — 1 — nasal septum; 2 — egg tooth; 3 — cupola anterior; 4 — premaxilla; *b* — 1 — nasal septum; 2 — cavum nasi; 3 — parietotectal cartilage; 4 — nasal bone; 5 — processus alaris inferior; 6 — septomaxilla; 7 — lamina transversalis anterior; 8 — maxilla; *c* — 1 — nasal septum; 2 — Jacobson's organ; 3 — cavum nasi; 4 — fenestra olfactoria advehens; 5 — parietotectal cartilage; 6 — prefrontal; 7 — nasal concha; 8 — fenestra latiralis nasi; 9 — processus lateralis nasi; 10 — vomer; 11 — ectochoanal cartilage; 12 — hypochoanal cartilage; 13 — septomaxilla.

Processus alaris inferior полностью охрящевел. Processus alaris inferior и processus alaris superior не соединяются, таким образом, ноздря изначально представляет собой вырезку, обращенную латерально (рис. 6, *b*).

Стадия 34

Экто- и гипохоанальный хрящи своими аборальными концами слились, образовав эктохоанальную пластинку (рис. 9, *a*, *b*).

Стадия 35

Вследствие постепенного сближения planum antorbitale и трабекулярной пластинки в ходе эмбриогенеза на 35-й стадии эти структуры сливаются (рис. 7).

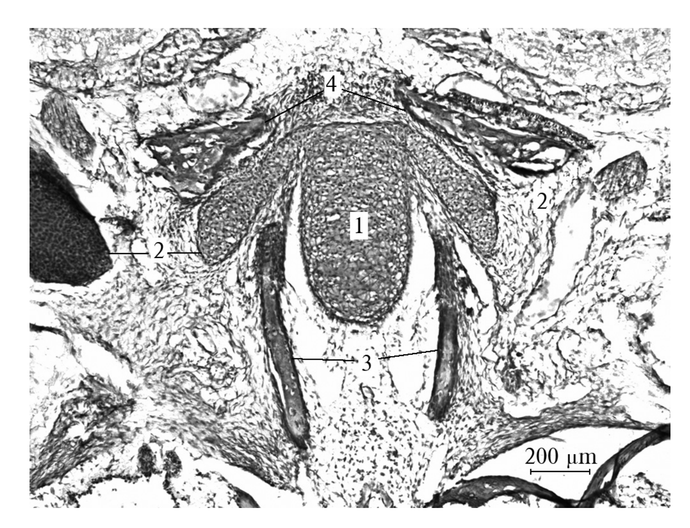


Рис. 7. Срез головы эмбриона *N. natrix* в поперечной плоскости на уровне трабекулярной пластинки 35-я ст. р.: 1 — трабекулярная пластинка; 2 — planum antorbitale; 3 — сошник; 4 — лобная кость.

Fig. 7. Cross-section of *N. natrix* embryo head at the 35 stage of development at the level of trabecula communis: 1 — trabecula communis; 2 — planum antorbitale; 3 — vomer; 4 — frontale.

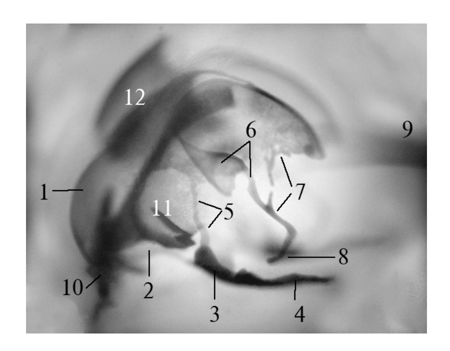


Рис. 8. Тотальный препарат этмоидного отдела эмбриона *N. natrix* 35-я ст. р.; вид с латеральной стороны: 1 — cupola anterior; 2 — lamina transversalis anterior; 3 — хрящ органа Якобсона; 4 — гипохоанальный хрящ; 5 — хрящевое соединение носовой раковины и хряща органа Якобсона; 6 — носовая раковина и её отросток; 7 — planum antorbitale; 8 — processus maxillaris anterior; 9 — трабекула; 10 — предмаксилла; 11 — септомаксилла; 12 — носовая кость.

Fig. 8. Cleared and stained ethmoidal region of *N. natrix* embryo at the 35 stage of development from the lateral view: 1 — cupola anterior; 2 — lamina transversalis anterior; 3 — cartilage of Jacobson‘s organ; 4 — hypochoanal cartilage; 5 — cartilaginous connection between nasal concha and cartilage of Jacobson‘s organ; 6 — nasal concha and its process; 7 — planum antorbitale; 8 — processus maxillaris anterior; 9 — trabecula; 10 — premaxilla; 11 — septomaxilla; 12 — nasal bone.

Таким образом, fenestra olfactoria advechens представляет собой отверстие, ограниченное хрящевыми структурами: орально — cupola anterior, латерально — paries lateralis nasi, аборально — planum antorbitale и замыкающееся на уровне трабекулярной пластинки.

Стадия 36

Processus alaris inferior смещен латеральнее processus alaris superior. Таким образом, ноздря на этой стадии обращена дорсолатерально.

На последней, 37-й стадии развития, видимых изменений в этмоидном отделе хрящевого черепа *N. natrix* не обнаружено.

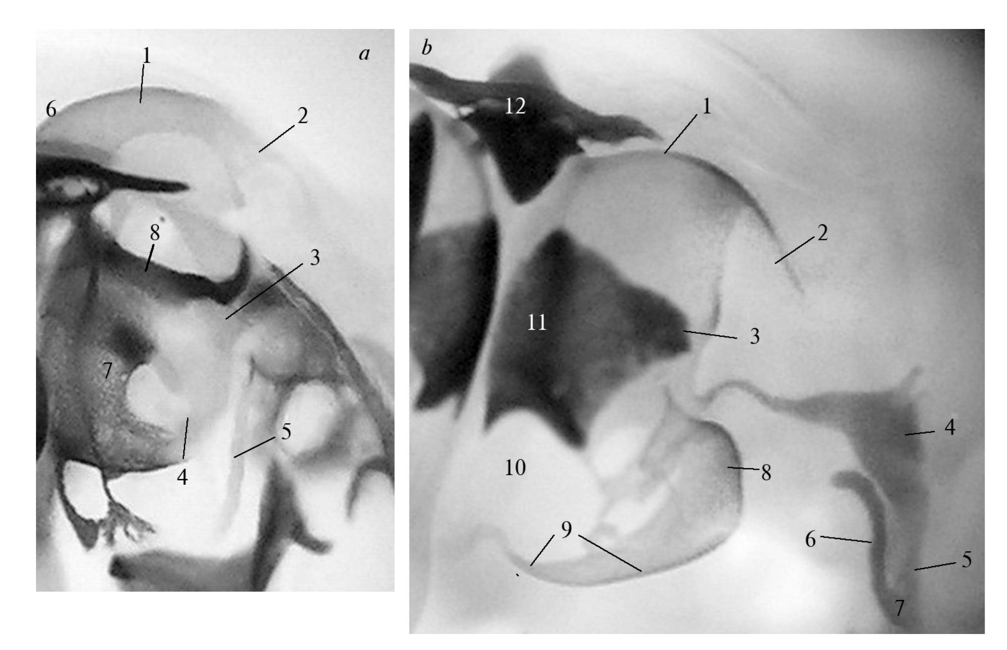


Рис. 9. Тотальный препарат этмоидного отдела *N. natrix*: *a* — левая носовая капсула эмбриона 33-й ст. р.; вид с вентральной стороны: 1 — cupola anterior; 2 — processus alaris inferior; 3 — хрящ органа Якобсона; 4 — эктохоанальный хрящ; 5 — гипохоанальный хрящ; 6 — предмаксилла; 7 — сошник; 8 — септомаксилла; *b* — Левая носова капсула эмбриона 34-й стадии развития; вид с дорсальной стороны (дно носовой капсулы отведено в сторону): 1 — cupola anterior; 2 — processus alaris inferior; 3 — paries lateralis nasi; 4 — хрящ органа Якобсона; 5 — эктохоанальный хрящ; 6 — гипохоанальный хрящ; 7 — эктохоанальная пластинка; 8 — носовая раковина; 9 — planum antorbitale; 10 — fenestra olfactoria advehens; 11 — носовая кость; 12 — предмаксилла.

Fig. 9. Cleared and stained ethmoidal region (left nasal capsule) of *N. natrix* embryo: *a* — at the 33 stage of development from the ventral view: 1 — cupola anterior; 2 — processus alaris inferior; 3 — cartilage of Jacobson‘s organ; 4 — ectochoanal cartilage; 5 — hypochoanal cartilage; 6 — premaxilla; 7 — vomer; 8 — septomaxilla; *b* — at the 34 stage of development from the dorsal view (solum nasi is turned over to the side): 1 — cupola anterior; 2 — processus alaris inferior; 3 — paries lateralis nasi; 4 — cartilage of Jacobson‘s organ; 5 — ectochoanal cartilage; 6 — hypochoanal cartilage; 7 — ectochoanal plate; 8 — nasal concha; 9 — planum antorbitale; 10 — fenestra olfactoria advehens; 11 — nasal bone; 12 — premaxilla.

Обсуждение

Полагаем, что сравнение полученных нами результатов с литературными данными и их обсуждение будет более наглядным, если вести его по отдельным структурам этмоидного отдела.

Относительно происхождения носовой перегородки у *N. natrix* наши данные совпадают с данными Э. Гауппа (Gaupp, 1906) и О. В. Чекановской (Чекановская, 1936). Мы обнаружили, что на 27 стадии развития, когда трабекулярная пластинка еще не сформирована, мезенхимная закладка носовой перегородки выглядит как оральное продолжение передних концов трабекул. Нам не удалось увидеть самостоятельной закладки этой структуры, как описывал K. Бекстром (Bäckström, 1931). На стадии 28+ после образования трабекулярной пластинки, от нее начинается охрящевение носовой перегородки. Таким образом, наши данные подтверждают мнение большинства авторов, что носовая перегородка является оральным продолжением слитых передних концов трабекул и не имеет самостоятельного очага охрящевения (Kamal, Hammouda, 1965 a, b, c; El-Toubi et al., 1970; El-Toubi et al., 1973).

Носовая раковина. На 30-й стадии вентроаборально от носовой раковины отходит хрящевой отросток, который сливается с оральным краем planum antorbitale. Как видно из графических реконструкций черепа, такой отросток был

обнаружен раньше у *N. natrix* (Bäckström, 1931) и некоторых других змей (Pringle, 1954; Kamal, Hammouda, 1965 a; El-Toubi et al., 1973).

На 33-й стадии вентролатеральный край изгиба paries lateralis nasi утолщается, образуя отросток, описанный К. Бекстромом (Bäckström, 1931) как processus lateralis nasi. Такой же отросток описан у Cerastes vipera (Viperidae) (Kamal, Hammouda, 1965 c) и назван параназальным отростком (paranasal cartilage), так как исследователи считали его гомологом параназального хряща ящериц.

Zona annularis. Под термином «zona annularis» Э. Гаупп (1906) подразумевал полость носовой капсулы, окруженную хрящевыми структурами.

Наши исследования подтверждают данные К. Бекстрома относительно существования zona annularis у *N. natrix*. На стадии 31+ видно, что полость капсулы окружена со всех сторон хрящевыми структурами: дорсально — paries lateralis nasi, латерально — хрящевым соединением между между paries lateralis nasi и хрящом органа Якобсона, вентрально — хрящом органа Якобсона и lamina transversalis anterior, медиально — носовой перегородкой.

Хрящ органа Якобсона и эктохоанальный хрящ. Наши данные подтверждают результаты К. Бекстрома (Bäckström, 1931): эктохоанальный хрящ у *N. natrix*, как и у большинства изученных змей, является аборальным продолжением хряща органа Якобсона (появляется на 31-й стадии) и не имеет отдельного очага «охрящевения». Это опровергает данные В. К. Паркера и (Parker, 1878) и Г. Борна (Born, 1883) относительно самостоятельности закладки этой структуры.

Гипохоанальный хрящ. Мы обнаружили самостоятельную закладку этой структуры на 30-й стадии. На этой же стадии в срединной ее части заметен очаг охрящевения. Слияние хрящевых аборальных концов экто- и гипохоанальных хрящей с образованием эктохоанальной пластинки происходит на 34-й стадии.

Таким образом, наши результаты не подтверждают литературных данных относительно одного очага охрящевения эктохоанального, гипохоанального хрящей и эктохоанальной пластинки (Kamal, Hammouda, 1965 a, b, c; El-Toubi et al., 1970; El-Toubi et al., 1973; Deiques, 2004).

Planum antorbitale (Lamina orbitonasalis). По литературным данным, planum antorbitale у змей является аборальным участком париетотектального хряща и не имеет отдельного очага охрящевения (Bäckström 1931; Kamal, Hammouda, 1965 a, b, c; Kamal et al., 1970; El-Toubi et al., 1970; El-Toubi et al., 1973). По нашим данным, planum antorbitale у *N. natrix* закладывается отдельно от париетотектального хряща на 27-й стадии, сливается с ним еще на стадии мезенхимной закладки (стадия 28+) и имеет самостоятельный очаг охрящевения (стадия 29+). В литературе единственный случай обнаружения самостоятельного очага охрящевения аборального участка париетотектального хряща у змей был описан по *Malpolon monspessulana* (Colubridae) (El-Toubi et al., 1973). По утверждению этих авторов указанный участок не является planum antorbitale.

Считается, что planum antorbitale змей лишена processus maxillaris anterior (Parker, 1878; Bäckström, 1931; Pringle, 1954; El-Toubi et al., 1970; El-Toubi et al., 1973; Haluska, Alberch, 1983; Deiques, 2004). Исходя из топографии и происхождения, считаем, что отросток, который появляется на 30-й стадии от орально-вентральной поверхности planum antorbitale и тянется в оральном направлении, представляет собой processus maxillaris anterior. Этот отросток очень похож на таковой, описанный Д. А. Принглом у *Dasypeltis scaber* (Colubridae) (Pringle, 1954). Однако Д. А. Прингл не обнаружил связи этого отростка с planum antorbitale и назвал его «posterior process of concha nasale». Этот отросток назван им параназальным. Из реконструкций, сделанных К. Бекстромом (Bäckström, 1931)

и М. Р. Ел-Тоуби с соавторами (El-Toubi et al., 1973), видно, что processus maxillaris anterior, вероятно, есть и у описанных ими объектов. Судя по всему, они обнаружили связь «posterior process of concha nasalis» с planum antorbitale, но не идентифицировали последнюю как таковую. Структуру, от которой отходит processus maxillaris anterior они определили как «concha» (Bäckström, 1931) и «posterior process of concha nasalis» (El-Toubi et al., 1973). Такие разногласия, вероятно, можно объяснить значительной тонкостью хрящевых структур аборальной части этмоидного отдела (рис. 8).

Литературные данные относительно контакта planum antorbitale и аборальной части носовой перегородки противоречивы. К. Бекстром (Bäckström, 1931) отрицал слияние этих структур у *N. natrix*; на реконструкциях, сделанных О. В. Чекановской (1936), видно соединение этих структур еще на ранних стадиях развития. На наших препаратах видно, что planum antorbitale сливается с трабекулярной пластинкой (рис. 2, *a*, *b*; 7). Из-за неравномерного процесса охрящевения закладки дорсального участка planum antorbitale сближение ее с трабекулярной пластинкой происходит постепенно, а их слияние — достаточно поздно — на 35-й стадии развития. Данные относительно слияния этих структур у других исследованных змей также противоречивы. Причиной противоречий, очевидно, является то, что авторами были исследованы эмбрионы разных стадий развития.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. — М. : Изд-во иностр. лит., 1953. — 720 с.

Чекановская О. В. Развитие черепа ужа (Tropidonotus natrix) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. — 1936. — **15**, вып. 3. — С. 3—33.

Bäckström K. Rekonstruktionsbilder zur Ontogenie des Koopfskelettes von Tropidonotus natrix // Acta Zool. (Stock.). — 1931. — **12**. — P. 83—144.

Deiques C. H. On the ontogeny of the ethmoidal region of Bothrops jararaca and Crotolus durissus terrificus (Serpentes, Viperidae), and its phylogenetic significance // Acta Biologica Leopoldensia. — 2004. — **26**, N 2. — P. 285—298.

El-Toubi M. R., Kamal A. M., Mokhtar F. M. The chondrocranium of late embryos of Egyptian Cobra, Naja naje // Anat. Anz. — 1970. — **127**. — P. 233—289.

El-Toubi M. R., Kamal A. M., Zaher M. M. The development of the chondrocranium of the snake, Malpolon monspessulana. II. The fully formed stage // Acta anat. — 1973. — **85**. — P. 593—619.

Haluska F., Alberch P. The cranial development of Elaphe obsolete (Ophidia, Colubridae) // J. Morph. — 1983. — **178**. — P. 37—55.

Kamal A. M., Hammouda H. G. The development of the skull of Psammophis sibilans. II. The fully formed chondrocranium // J. Morph. — 1965 a. — **116**. — P. 247—296.

Kamal A. M., Hammouda H. G. The chondrocranium of the snake Eryx jaculus // Acta Zool. — 1965 b. — **46**. — P. 176—208.

Kamal A. M., Hammouda H. G. Observations on the chondrocranium of the snake, Cerastes vipera // Morph. Jb. — 1965 c. — **107**. — P. 58—98.

Parker W. K. On the structure and development of the skull in the common snake (Tropidonotus natrix) // Phil. Trans. Royal Soc. London. — 1878. — **169**. — P. 385—417.

Pringle J. A. The cranial development of certain South African snakes and the relationship of these groups // Proc. Zool. Soc. London — 1954. — **123**. — P. 813—865.

Simons E. V., Van Horn J. R. A new procedure for whole-mount alcian blue staining of the cartilaginous skeleton of chicken embryos, adapted to the clearing procedure in potassium hydroxide // Acta Morphol. Neerl. — Scand. — 1971. — **8**. — P. 281—292.

Zehr D. R. Stages in the normal development of the common garter Snake Thamnophis sirtalis sirtalis // Copeia. — 1962. — **2**. — P. 322—329.